

Sobre la presencia de *Pleurodema guayapae* Barrio, 1964 (Anura, Leptodactylidae) en Bolivia

Ignacio DE LA RIVA * & Lucindo GONZALES **

* Museo Nacional de Ciencias Naturales, C/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España
E-mail: mcnr3a@fresno.csic.es

** Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", Casilla 2489,
Santa Cruz de la Sierra, Bolivia
E-mail: lgonzales@museo.scz.net

Two well-known species of *Pleurodema*, *Pleurodema cinereum* and *Pleurodema marmoratum*, have been reported from Bolivia hitherto. The taxonomically problematic species *Pleurodema borelli* could occur as well. A fourth species, *Pleurodema guayapae*, is reported here for the first time, from the Chacoan region of the Department of Santa Cruz. It was previously known only from dry, salty flats in central Argentina, around 1000 km apart from the Bolivian population. Superficially, Argentinian and Bolivian specimens are quite similar, but the systematic status of the Bolivian population deserves further examination. The existence of at least two allopatric sets of populations of *P. guayapae* indicates that the species had a broader distribution in the past; climatic Pleistocene changes can account for its present range.

INTRODUCCIÓN

El género *Pleurodema* Tschudi, 1838 está constituido por 12 especies distribuidas desde Panamá central hasta el Estrecho de Magallanes (FROST, 1985). Ninguna especie es propia del bosque tropical húmedo, sino que todas son habitantes principalmente de medios relativamente abiertos, en ocasiones áridos y/o fríos, y zonas templadas sometidas a fuerte estacionalidad, de modo que la temporada de reproducción es corta, y a veces las condiciones ideales para el apareamiento y puesta de huevos se dan sólo unos pocos días al año. Así, la mayoría de las especies presenta reproducción de tipo explosivo.

La distribución del género *Pleurodema* es llamativa por su amplitud geográfica y el hecho de que esté ausente de la Cuenca Amazónica. La diversidad más alta se da en Argentina, donde se encuentran nueve especies, de las cuales hasta tres pueden ser halladas en simpatria. En Bolivia son conocidas dos especies de *Pleurodema* (DE LA RIVA, 1990): *Pleurodema marmoratum* (Duméril & Bibron, 1841), que habita la puna y el altiplano desde el sur de Perú

al norte de Argentina y Chile, y *Pleurodema cinereum* Cope, 1877, que es también un habitante de la puna, altiplano y valles secos, desde el sur de Perú al noroeste de Argentina. Una tercera especie, *Pleurodema borelli* (Peracca, 1895), ha sido considerada por algunos autores como un sinónimo de *P. cinereum* (PARKER, 1927; DE LA RIVA, 1990, McLISTER et al., 1991), pero no por otros (GALLARDO, 1968, 1987; DUELLMAN & VELOSO, 1977; CEI, 1980; FROST, 1985; LAVILLA, 1992; STRANECK et al., 1993). De hecho, *P. borelli* y *P. cinereum* son formas extraordinariamente parecidas desde el punto de vista de la morfología. *P. borelli* en Argentina ocuparía desde las tierras bajas del chaco hasta altitudes de 3000 m (CEI, 1980), mientras que *P. cinereum* sería una forma ligada exclusivamente a las alturas. Como ya fue apuntado por DUELLMAN & VELOSO (1977), resulta difícil pensar que poblaciones que viven en la fría puna a 4500 m puedan ser conespecíficas con las del tórrido chaco de las tierras bajas. Sin embargo, McLISTER et al. (1991), después de un estudio electroforético y bioacústico de ambas formas, concluyeron que existe una sola especie, *P. cinereum*. El tema no está zanjado y se necesitan trabajos sistemáticos más detallados que permitan dilucidar la posición taxonómica de ambas formas, para lo cual será fundamental el estudio de las poblaciones de valles mesotérmicos de alturas intermedias. Si *P. borelli* es una especie distinta, entonces tres especies han sido registradas en Bolivia, ya que PERACCA (1897) registró *P. borelli* en Aguirre (provincia Gran Chaco, departamento Tarija); *P. borelli* y *P. cinereum* serían especies crípticas. Este no sería el único caso dentro del género *Pleurodema*. BARRIO (1964) describió *Pleurodema guayapae*, una especie muy semejante a *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861), de la que se distingue por la carencia de tímpano externo. Dicho autor encontró que ambas especies, pese a su parecido, poseen llamadas de apareamiento completamente diferentes. *Pleurodema guayapae* vive en las inmediaciones de salares y zonas semidesérticas en la zona de confluencia de las provincias argentinas de Catamarca, Córdoba, La Rioja y Santiago del Estero, y su distribución cae de lleno dentro de la de una tercera especie próxima, *Pleurodema tucumanum* Parker, 1927. Estas tres especies, junto con *Pleurodema marmoratum* y *Pleurodema diplolister* (Peters, 1870), del nordeste de Brasil, se caracterizan por la ausencia de glándulas lumbares, y todas, excepto *P. marmoratum*, realizan puestas en nidos de espuma flotantes en charcos estacionales, lo cual representa una adaptación a la vida en áreas muy secas y con fuerte estacionalidad, como son el chaco, el monte y el espinal. *Pleurodema guayapae* es la especie con distribución más restringida de las tres.

Durante un estudio del material de anfibios de Bolivia en la colección herpetológica del American Museum of Natural History de New York (AMNH), el primer autor encontró tres ejemplares de lo que a todas luces parecía ser *P. guayapae*, provenientes de La Brecha, una localidad de la región de Izozog, en el chaco del departamento de Santa Cruz, Bolivia. Posteriormente, el segundo autor comunicó al primero la existencia de la especie en el área, basándose en un ejemplar depositado en la colección del Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia (NK), tras lo cual colectó varios ejemplares en la zona, confirmándose definitivamente la presencia de la especie en el país. En este trabajo nos proponemos describir someramente esta población y comentar las implicaciones biogeográficas de su inesperada presencia a más de 1000 km de la población más cercana

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares colectados fueron fijados con formalina al 10 % y posteriormente conservados en etanol al 70 %. Las medidas fueron efectuadas con calibres digitales hasta una precisión de 0.1 mm, y se tomaron del siguiente modo: LHA (longitud hocico-ano), distancia entre el extremo del hocico y el borde proximal de la abertura anal; LT (longitud de la tibia), distancia máxima entre el talón y la rodilla; LP (longitud del pie), distancia entre el borde proximal del tubérculo metatarsal externo y la punta del cuarto dedo del pie; LC (longitud de la cabeza), distancia entre la comisura bucal y el extremo del hocico; AC (anchura de la cabeza), distancia entre las comisuras bucales; AP (anchura del párpado superior), distancia máxima entre el borde externo del párpado superior y su borde interno o unión con la parte superior de la cabeza; DIO (distancia inter-orbital), distancia mínima entre los bordes internos de los párpados superiores, DON (distancia ojo-narina), distancia entre el borde anterior del ojo y el borde posterior de la narina; DIN (distancia inter-narinas), distancia entre los bordes mediales de las narinas; DO (diámetro del ojo), distancia entre los bordes anterior y posterior del ojo. La muestra boliviana estudiada está compuesta por 14 ejemplares (NK A 3179, A 3243-52; AMNH A.144386-88) que fueron comparados con dos ejemplares argentinos pertenecientes a la colección de la Fundación Miguel Lillo, de Tucumán, Argentina (FML 01810, de km 1030, Ruta 38, próximo a Chamental, Dpto. Gobernador Gordillo, La Rioja, y FML 04898, de Lucio Mansilla, Dpto. Tulumba, Córdoba).

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LA POBLACIÓN BOLIVIANA DE *PLEURODEMA GUAYAPAE*

Las medidas de todos los ejemplares examinados se exponen en la tab. 1. En general, la muestra es bastante homogénea. Los ejemplares bolivianos (fig. 1) presentan pústulas bajas redondeadas en el dorso, que no son tan evidentes en los argentinos, los cuales carecen asimismo de una glándula post-comisural tan marcada. Los tres especímenes del AMNH son similares en aspecto. El macho AMNH A.144380 tiene la garganta poco pigmentada y carece de callosidades nupciales. El color general del dorso varía de beige grisáceo a pardo claro, con pequeñas manchas oscuras irregulares, especialmente rodeando las pústulas, y pudiendo formar un difuso patrón escapular en forma de paréntesis invertidos.

Se hizo la disección de la región ótica derecha del ejemplar AMNH A.144387 para ver la condición interna del tímpano. El anillo timpánico es incompleto, faltando el tercio postero-superior. Los dos tercios posteriores del tímpano están ocultos tras el *m. depressor mandibulae*; la extracolumela es oval, y ocupa una gran porción del tímpano; el plectro está parcialmente tapado por el *m. cucullaris*. En general, esta morfología corresponde a la descrita por BARRIO (1964), aunque en los ejemplares argentinos estudiados por dicho autor, la distancia de la extracolumela al anillo timpánico supone aproximadamente la mitad de la distancia existente entre el borde de la extracolumela y su centro (BARRIO, 1964: 483), mientras que en el ejemplar boliviano examinado dichas distancias son aproximadamente iguales.



Fig. 1. – Ejemplar boliviano de *Pleurodema guayapae*.

DISTRIBUCIÓN Y ECOLOGÍA

Pleurodema guayapae es conocida en Bolivia en cuatro localidades bastante próximas entre sí, todas ellas en el Departamento de Santa Cruz, Provincia Cordillera (fig. 2). Dichas localidades, ordenadas de norte a sur, son: Aguaraigua ($19^{\circ}24'S$, $62^{\circ}31'O$), La Brecha ($19^{\circ}30'S$, $62^{\circ}33'O$), Ibasiriri ($19^{\circ}32'S$, $62^{\circ}33'O$) y Yapiroa ($19^{\circ}36'S$, $62^{\circ}34'O$). Las cuatro se hallan a orillas del río Parapetí, la primera de ellas en su margen derecho y las otras tres en el izquierdo. Desde esta zona, el río Parapetí sigue su curso en dirección noroeste para desaparecer en la región pantanosa de los Bañados del Izozog. En general, estas localidades se asientan sobre llanuras aluviales antiguas compuestas por ardisoles, inceptisoles, alfisoles y vertisoles, con condiciones de fertilidad, textura y drenaje variadas (JAKOB & GUAMAN, 1995). El área general se ubica en la zona de vida de HOLDRIDGE (1975) del "Monte Espinoso Templado", y las especies vegetales dominantes son *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Bromelia serra*, *Browningia caineana*, *Chorisia insignis* y *Ruprechtia triflora*. En las localidades citadas se encuentra bosque muy bajo deciduo, bosque ribereño bajo deciduo y vegetación ribereña secundaria (CARTENS, 1995).

Los ejemplares de la colección del Museo Noel Kempff estaban en charcas estacionales formadas en áreas antrópicas, dentro o cerca de los pueblos, en general en lugares con muy poca vegetación y bastante expuestos al sol. En Ibasiriri, el 16 de octubre de 1996 se encontró un ejemplar macho cantando en una charca a la orilla de un camino, junto a *Leptodactylus bufonius* Boulenger, 1894 y *Bufo granulatus* Spix, 1824 (A. ARAMBIZA, comunicación perso-

Tab 1 - Medidas de 14 ejemplares bolivianos y dos argentinos de *Pleurodema guayapae*, ordenados de mayor a menor tamaño. M, macho; H, hembra; J, juvenil, LHA, longitud hocico-ano, LT, longitud de la tibia; LP, longitud del pie; LC, longitud de la cabeza; AC, anchura de la cabeza, AP, anchura del párpado superior; DIO, distancia inter-orbital; DON, distancia ojo-narina; DIN, distancia inter-narinas, DO, diámetro del ojo

Especimen	Sexo	LHA	LT	LP	LC	AC	AP	DIO	DON	DIN	DO
NK A.3244	M	44.5	15.6	16.8	11.3	17.0	4.5	3.5	3.3	2.3	4.4
AMNH A.144386	H	44.3	14.5	16.9	11.0	16.0	3.8	3.8	3.2	2.5	4.7
AMNH A.144387	M	40.7	13.6	16.5	11.1	17.1	4.0	3.9	3.3	2.6	4.8
AMNH A.144388	M	40.7	13.5	16.4	10.8	16.3	3.7	4.1	3.3	2.5	4.7
NK A.3243	M	37.9	13.9	15.6	10.9	16.0	4.2	3.1	3.1	2.5	4.4
NK A.3246	M	37.8	13.6	15.0	10.6	15.2	4.3	3.2	3.1	2.1	4.6
NK A.3249	H	36.4	12.9	15.5	10.5	14.9	4.1	2.4	3.2	2.1	4.5
NK A.3247	M	35.4	12.9	14.2	10.1	14.7	4.0	2.6	3.1	2.1	4.2
NK A.3179	H	34.8	13.1	13.3	10.0	13.9	3.5	3.0	3.1	2.4	4.4
NK A.3250	H	32.8	12.2	13.8	10.2	12.9	4.0	2.5	2.8	1.9	4.7
NK A.3248	H	32.6	12.0	12.7	9.8	12.7	3.6	2.5	2.8	1.9	3.9
NK A.3251	H	30.1	10.5	12.5	9.1	12.4	3.4	2.6	2.8	1.9	3.8
NK A.3245	J	27.3	10.7	11.4	7.9	11.0	3.1	2.3	2.3	1.7	3.4
NK A.3252	J	26.5	10.8	11.4	8.3	11.0	3.2	2.2	2.3	1.7	3.2
FML 04898	H	42.2	14.5	15.3	11.2	15.8	4.8	2.6	2.8	2.3	5.1
FML 01810	M	41.9	15.2	15.6	11.6	15.7	3.2	3.7	3.7	2.2	4.5

nal). En Aguaraigua, el 6 de diciembre de 1996, en una charca junto a una bomba de agua, cantaban *P. guayapae* y *Physalaemus biligonigerus* (Cope, 1861); *P. guayapae* era abundante y se observaron algunas parejas en amplexo (F. SORTA, comunicación personal). En Yapiroa, el 5 de marzo de 1997, se encontró un juvenil en el patio de la posta sanitaria. Tres días después, tras una fuerte lluvia de una hora se formaron varias charcas en la cancha de fútbol (completamente desprovista de vegetación) y alrededores, y allí se encontraron varios juveniles y algunos adultos, sin vocalizar, junto a algunos individuos de *P. biligonigerus*, *Bufo paracnemis* Lutz, 1925, *B. granulatus* y *L. bufonius*. Los juveniles encontrados van desde muy pequeños (aparentemente recién metamorfoseados) hasta subadultos. Todas estas observaciones apuntan a que la época de reproducción empezaría con las primeras lluvias de octubre, prolongándose quizá hasta enero o febrero.

DISCUSIÓN

El hallazgo de *Pleurodema guayapae* en Bolivia provoca perplejidad. Hasta donde sabemos, su límite norte de distribución en Argentina está en Matará, en la provincia de Santiago del Estero (28°06'S, 63°12'O) (GALLARDO, 1968), y distante en línea recta 1000 km

de Yapiroa. La herpetofauna de la región chaqueña de las provincias argentinas de Santiago del Estero, Tucumán y Salta (la última, fronteriza con Bolivia) ha sido bastante estudiada desde hace tiempo, habiendo además algunas aportaciones recientes a su conocimiento (LAVILLA & SCROCCHI, 1991; CRUZ et al., 1992; LAVILLA et al., 1995), y en tal zona jamás ha sido hallada esta especie, de modo que la posibilidad de que la misma forme una población continua en Argentina y Bolivia está prácticamente descartada. Así mismo, *P. guayapae* tampoco ha sido jamás registrada en Paraguay. Por tanto, sólo cabe concluir que *P. guayapae* presenta (al menos) dos grandes grupos de poblaciones alopatricas, uno en el Chaco Boreal boliviano y otro en la confluencia de las provincias argentinas de La Rioja, Catamarca, Córdoba y Santiago del Estero (fig. 2), separados por unos 1000 km. Esta distribución es bastante coincidente con la de otro anfibio chaqueño, *Lepidobatrachus llanensis* Reig & Cei, 1963, si bien dicha especie no ha sido aún citada en Bolivia, donde su presencia es esperada (DE LA RIVA, 1990), y se conoce sólo de una localidad de Paraguay (FAIVOVICH, 1994). CEI (1955a-b) ya llamó la atención sobre la presencia de fauna característicamente chaqueña en las zonas de los salares de La Rioja, Córdoba y Santiago del Estero. La caracterización fisiográfica y biogeográfica de la región chaqueña es complicada y variable dependiendo de los aspectos que se consideren. Entre los anfibios, hay especies de amplia distribución en la región, que son tolerantes a un más amplio espectro de condiciones ambientales, y que se extienden incluso a las provincias fitogeográficas del Monte y el Espinal por el sur y/o hasta las caatingas brasileñas por el nordeste (GALLARDO, 1979). Sin embargo, otras especies presentan distribuciones mucho más restringidas, y entre ellas destaca la de *P. guayapae* en Argentina. BRIDAROLLI & DI TADA (1994), en referencia a los patrones de distribución de los anfibios anuros de la región central argentina, los dividieron en seis grupos y ubican a *P. guayapae* en dos de ellos: por un lado, en un grupo en el que se engloban un gran número de especies típicamente chaqueñas y que ocupan una gran área y, por otro, en un grupo compuesto por sólo seis especies ocupando el bolsón de las Salinas Grandes y la cuenca de la Mar Chiquita, donde predominan ambientes salinos y vegetación halófila. Estos ambientes no se corresponden exactamente con los de la región boliviana en que se encuentra *P. guayapae*. Dada la escasa capacidad de dispersión de los anfibios, es claro que poblaciones alopatricas como las que nos ocupan representan un relicto de una distribución más amplia en el pasado. Las razones para la distribución actual hay que buscarlas en la historia paleoclimática de las regiones templadas de Sudamérica. BARRIO (1964) sugirió que *P. guayapae* habría evolucionado en el Pleistoceno a partir de alguna población aislada de *P. nebulosum* y habría invadido posteriormente parte del área de distribución de dicha especie. DUELLMAN & VELOSO (1977) propusieron que, en el Plioceno tardío, las especies de *Pleurodema* de tierras bajas sin glándula lumbar se habrían ya diferenciado en un grupo norteño que daría *P. diploster* en las Caatingas, y uno sureño que divergiría primero en una especie adaptada a medios relativamente húmedos dentro de la paleoflora chaqueña del Terciario (SOLBRIG, 1976), *P. tucumanum*, y en un grupo más al sur, adaptado a condiciones más xéricas. Este grupo, durante el Pleistoceno, se habría visto fragmentado debido a barreras montañosas (por ejemplo, la Sierra del Valle Fértil) y ríos, y habría dado como resultado las especies *P. guayapae* y *P. nebulosum*. Este modelo deja de ser satisfactorio en el momento en que *P. guayapae* aparece 1000 km más al norte, lo que indica que en el pasado su distribución ha podido ser más amplia de lo que hoy es la de *P. tucumanum* y *P. nebulosum*. Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno supusieron, durante los periodos fríos, notables expansiones de las formaciones

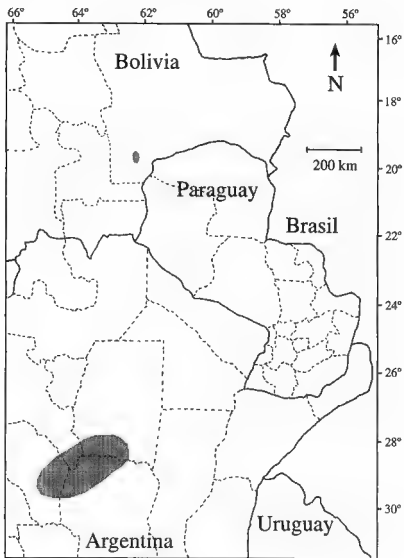


Fig. 2 – Distribución de *Pleurodema guayanae* en Argentina y Bolivia.

vegetales xerofíticas hacia el norte (SOLBRIG, 1976), que indudablemente arrastraron una fauna acompañante. Cambios posteriores en las condiciones ambientales generales y locales habrían llevado a un desigual fraccionamiento de áreas de distribución antaño continuas, variable según las especies. Cuando se considera un conjunto de especies que viven en una determinada región, los cambios en sus áreas de distribución como respuesta a grandes variaciones ambientales tienen a menudo un carácter altamente individual, dadas las diferentes variables ambientales que influyen en la distribución de cada especie en particular (BROWN

et al., 1996). Según esto, no es de extrañar que podamos observar diferentes patrones de distribución entre los anfibios chagueños.

La posición taxonómica de las poblaciones norteñas de *Lepidobatrachus llanensis* merecería ser estudiada cuidadosamente, y lo mismo es cierto para las poblaciones bolivianas de *P. guayanae*. Aunque los rasgos morfológicos externos no parecen indicar diferencias entre dichas poblaciones y las argentinas, el tiempo de aislamiento ha podido ser suficiente para que se haya producido un fenómeno de especiación. No obstante, también es cierto que muchos cambios climáticos y fisiográficos operan a veces a velocidades mayores que las tasas de diferenciación de las especies (SCHMIDT, 1950), lo que depende en gran parte de factores intrínsecos. Para conocer el grado de divergencia entre ambos grupos de poblaciones de *P. guayanae*, será necesario en el futuro llevar a cabo comparaciones basadas en bioacústica y/o técnicas moleculares.

AGRADECIMIENTOS

I. DE LA RIVA agradece a C. W. MYERS y L. FORD su amabilidad y ayuda durante las visitas al American Museum of Natural History, y a E. O. LAVILLA y Sonia KRETZSCHMAR el préstamo de los ejemplares de *P. guayanae* de la FML. L. GONZALES agradece a la Wildlife Conservation Society (WCS) la beca que posibilitó el trabajo de campo, y a la Capitanía del Alto y Bajo Izozog (CABI) y su equipo de Recursos Naturales (A. NOSS, A. MISERENDINO, E. CUÉLLAR, F. SORIA, A. ARAMBIZA, N. RAMÓN y G. CASTRO) todo el apoyo recibido durante dicho trabajo.

LITERATURA CITADA

- BARRIO, A., 1964. – Especies crípticas de *Pleurodema* que conviven en una misma área, identificadas por el canto nupcial (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, **24**: 471-489.
- BRIDAROLLI, M. E. & DI TADA, I. E., 1994. – Biogeografía de los anfibios anuros de la región central de la República Argentina. *Cuad. Herp.*, **8**: 63-82.
- BROWN, J. H., SEVENS, G. C. & KAUFMAN, D. M., 1996. – The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **27**: 597-623.
- CARTENS, A., 1995. – *Mapa IGM 17. Vegetación*. Santa Cruz, CORDECUZ – KFW, Proyecto Plan de Protección de Recursos Naturales de Santa Cruz.
- CEI, J. M., 1955a. – Notas batracológicas y biogeográficas argentinas. I-II-III-IV. *An. Dep. Invest. cient. Sec. Biol. Univ. nac. Cuyo*, **2**: 1-11.
- 1955b. – Chacoan batrachians in central Argentina. *Copeia*, **1955**: 291-293.
- 1980. – Amphibians of Argentina. *Monit. zool. Ital.*, (n.s.), **Mon. 2**: 1-609.
- CRUZ, F. B., PEROTTI, M. G. & FITZGERALD, L. A., 1992. – Lista de anfibios y reptiles colectados en una localidad del chaco salteño. *Acta zool. lilloana*, **42**: 101-107.
- DE LA RIVA, I., 1990. – Lista preliminar comentada de los anfibios de Bolivia con datos sobre su distribución. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, **8**: 261-319.
- DUELLMAN, W. E. & VELOSO, A., 1977. – Phylogeny of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae): a biogeographical model. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas*, **64**: 1-46.
- FAIVOVICH, J., 1994. – La distribución del género *Lepidobatrachus* (Bodgett, 1899) (Leptodactylidae: Ceratophryinae). *Acta zool. lilloana*, **43**: 105-115.
- FROST, D. R. (ed.), 1985. – *Amphibian species of the world*. Lawrence, Allen Press & Ass. Syst. Coll.: [i-iv] + i-v + 1-732.

- GALLARDO, J. M., 1968. – Sobre la validez de algunas especies argentinas de *Pleurodema* (Anura, Leptodactylidae). *Physis*, **28**: 135-144.
- 1979. – Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña. In: W. E. DUELLMAN (ed.), *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*, Mus. nat. Hist. Univ. Kansas Mon., **7**: 299-307.
- 1987. – *Anfibios argentinos. Guía para su identificación*. Buenos Aires, Librería Agropecuaria S. A.: 1-98.
- HOLDRIDGE, L. R., 1975. – *Mapa ecológico de Bolivia*. La Paz, MACA: 9 hojas.
- JAKOB, J. & GUAMAN, A., 1995. – *Mapa IGM 17. Fisiografía y suelos*. Santa Cruz, CORDECUCZ – KFW, Proyecto Plan de Protección de Recursos Naturales de Santa Cruz.
- LAVILLA, E. O. 1992. – Tipos portadores de nombres y localidades tipo de anfibios de Argentina. *Acta zool. lilloana*, **42**: 61-101.
- LAVILLA, E. O. & SCROCCHI, G. J., 1991. – Aportes a la herpetología del chaco argentino. I. Lista comentada de los taxa colectados por la expedición PRHERP 1985. *Acta zool. lilloana*, **40**: 21-32.
- LAVILLA, E. O., CRUZ, F. B. & SCROCCHI, G. J., 1995. – Amphibiens et reptiles de la station biologique "Los Colorados" dans la province de Salta, Argentine. *Rev. fr. Aquariol.*, **22**: 51-58.
- MCCLISTER, J. D., LOUGHEED, S. C. & BOGART, J. P., 1991. – Electrophoretic and vocalization comparisons among three leptodactylid frogs (*Pleurodema* spp.) from northwestern Argentina. *Can. J. Zool.*, **69**: 2397-2403.
- PARKER, H. W., 1927. – A revision of the frogs of the genera *Pseudopaludicola*, *Physalaemus* and *Pleurodema*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, **9**: 450-478.
- PERACCA, M. G., 1897. – Viaggio del Dott. Alfredo Borelli nel Chaco Boliviano e nella Repubblica Argentina. *Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino*, **12**: 1-19.
- SCHMIDT, K. P., 1950. – The concept of geographic range, with illustrations from amphibians and reptiles. *Texas J. Sci.*, **1950**: 326-334.
- SOLBRIG, O. T., 1976. – The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. In: D. W. GOODALL (ed.), *Evolution of desert biota*, Austin, Univ. Texas Press: 7-49.
- STRANECK, R., DE OLMEDO, E. V. & CARRIZO, G. R., 1993. – *Catálogo de voces de anfibios argentinos*. I. Buenos Aires, Ediciones L.O.L.A.: 1-130.

Corresponding editor: Ulrich SINSCH.

